Gedruckt mit Unterstützung aus dem Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Über die Erregungsleitung im Blatte von *Mimosa pudica*

Von

Dr. Karl Umrath

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Graz)

(Mit 4 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 8. Jänner 1925)

Einleitung.

Bei Untersuchungen über die elektrische Erregung an *Mimosa pudica* war mir aufgefallen, daß die Reaktionszeit der Tertiärgelenke bei direkter Reizung unmerklich kurz, bei Reizung der Lamina aber meist einige Sekunden ist, obzwar die Entfernung von Reiz- und Reaktionsort nur wenige Millimeter beträgt; man konnte hier eine weit geringere Leitungsgeschwindigkeit erwarten als im primären Blattstiel. Außerdem hatte ich bei Versuchen über die polare Wirkung des Stromes die Leitungsgeschwindigkeit im primären Blattstiel bei elektrischen Reizen verschiedener Stärke konstant gefunden, während K. Linsbauer[1] bei verschiedenen Reizen verschiedene Leitungsgeschwindigkeiten erhalten hatte. Ich stellte deshalb im Sommer 1924 Versuche an, um die Leitungsgeschwindigkeit in den verschiedenen Teilen des Blattes und in Abhängigkeit von Reizart und Reizstärke zu bestimmen.

Die Untersuchung bekam dadurch eine gewisse Abgeschlossenheit, daß R. Snow[2] nachwies, daß die »normale« Reizleitung im Stamm von *Mimosa pudica* von der im Blatte wesentlich verschieden ist. Für die normale Leitung im Stamm bestehen die Angaben Ricca's[3] zu Recht, der Reiz führt zur Bildung von Erregungssubstanz, die mit dem Saftstrom weiterbefördert wird. Auf die von Snow ausnahmweise beobachtete rasche Leitung im Stamm werde ich unten, p. 24, zurückkommen. Im Blatt besteht nach Snow im Gegensatz zum Stamm keine Gleichheit von Leitungsgeschwindigkeit und Geschwindigkeit des Saftstromes, beziehungsweise Aufsaugungsgeschwindigkeit von Farbstoffen im

---

1 K. Linsbauer, Über Reizleitungsgeschwindigkeit und Latenzzeit bei *Mimosa pudica*. Wiesner-Festschrift, p. 396 bis 411. Wien 1908.

2 R. Snow, Conduction of Excitation in Stem and Leaf of *Mimosa pudica*. Proceedings of the Royal Society. B. Vol. 96, 1924, p. 349 bis 374.

3 M. Ricca, Solution d'un problème de physiologie. La propagation de stimulus dans la Sensitive. Archives Italiennes de Biologie. Bd. 65, p. 219 bis 232, 1916.

Holz, auch erfolgt die normale Leitung wieder im Gegensatz zum Stamm, nicht im Holz, sondern im Phloëm. Er kommt zu dem Schluß, die Reizleitung sei im Blatt von ganz anderer Art als im Stamm. Da J. Ch. Bose und S. Ch. Guha[1] im Phloëm des Blattstiels eine negative elektrische Schwankung bei der Erregungsleitung nachwiesen, dürfte es sich hier um einen Lebensvorgang handeln.

Die Erregungsleitung in der Lamina des Fiederblättchens.

Zunächst habe ich die Reaktionszeit der tertiären Gelenke des Blattes von *Mimosa pudica* bei einem Einschnitt mit einer scharfen Schere, einerseits an der Spitze, andrerseits an der Basis der Lamina des Fiederblättchens, in drei Gruppen von Versuchen bestimmt. Der Mittelnerv blieb hierbei unverletzt. Jedes Fiederblättchen wurde nur einmal verwendet, es wurde aber ein Einschnitt an der Basis einerseits, an der Spitze andrerseits, möglichst an demselben Blatt und in wechselnder Reihenfolge ausgeführt. Aus der Differenz der meist mit der Stoppuhr gemessenen Reaktionszeiten und der mittleren Entfernung der Einschnitte ist die Leitungsgeschwindigkeit berechnet. Die Resultate sind in Tabelle 1 zusammengestellt.[2] Die langen Reaktionszeiten selbst beim Einschnitt an der Basis, der Schnitt reichte bis etwa 0·2 *cm* an das Gelenk, könnten auf eine geringere Leitungsgeschwindigkeit außerhalb des Mittelnerven deuten. In einer weiteren Gruppe von Versuchen wurde die Lamina mit ihrem Mittelnerv durchschnitten. Die Schnitte wurden einerseits an der Spitze, andrerseits etwa in der Mitte des Blattes geführt. Die Versuche mußten aus unten zu erwähnenden Gründen bei nicht zu hoher Temperatur und morgens, etwa vor 10 Uhr ausgeführt werden. Mit der aus ihnen gewonnenen wahrscheinlichen Latenzzeit,[3] 4·12 Sek., ist auch aus den nächsten Versuchen, bei welchen die Lamina mit dem Mittelnerv immer an der Spitze durchschnitten wurde, die Leitungsgeschwindigkeit berechnet.

---

[1] J. Ch. Bose und S. Ch. Guha. The Dia-Heliotropic Attitude of Leaves as determined by Transmitted Nervous Excitation. Proceedings of the Royal Society of London. B. Vol. 93, p. 153 bis 178, 1922.

[2] Der (wahrscheinliche) Fehler der Leitungsgeschwindigkeit, beziehungsweise der Reaktionszeit ist ein Maß für deren Zuverlässigkeit. Der (mittlere) Fehler des beliebigen Einzelversuches ist ein Maß für die Zuverlässigkeit, die im Resultat bei vorgegebener Versuchszahl mit der Methode zu erwarten ist. Die in der letzten Zeile der Tabelle angegebene Leitungsgeschwindigkeit ist unter der Annahme berechnet, daß jedem Gruppenresultat ein Gewicht, umgekehrt proportional dem Quadrat seines wahrscheinlichen Fehlers zukommt. Die Art der Berechnung muß in einem Buch über Wahrscheinlichkeitsrechnung nachgesehen werden, z. B. bei E. Czuber. Wahrscheinlichkeitsrechnung, I., 4. Auflage, Leipzig 1924 oder W. Johannsen. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Deutsche Ausgabe, Jena 1909, p. 77 bis 82.

[3] Latenzzeit = Reaktionszeit — Leitungszeit. Die Präsentationszeit wurde vernachlässigt. Ich habe übrigens mit der Messung der Reaktionszeit immer am Ende der Reizzeit = Induktionszeit begonnen, so daß sich eigentlich Reaktionszeit—Induktionszeit maß.

Tabelle 1.

Art des Reizes	Temp. ° C.	Reaktionszeit und wahrscheinlicher Fehler in Sekunden	Mittlere Entfernung in Zentimeter	Reizleitungsgeschwindigkeit *cm* sek^{-1} und wahrscheinlicher Fehler	Extreme Werte der Reaktionszeit	Zahl der Versuche	Mittlerer Fehler der Einzelversuche	Datum
Einschnitt an der Spitze der Lamina	20—30	16·4 ± 0·74	1·3	0·176 ± 0·028	27, 10	20	4·7	26. VII. 1924
Einschnitt an der Basis der Lamina	20—30	9·0 ± 0·94			27, 4	20	6·1	26. VII. 1924
Einschnitt an der Spitze der Lamina	18—19	19·1 ± 1·10	1·28	0·111 ± 0·012	27·6, 12·6	10	4·9	$^3/_4 9$—$^3/_4 10^h$ 31. VII. 1924
Einschnitt an der Basis der Lamina	18—19	7·6 ± 0·51			11·2, 4·6	10	2·3	$^3/_4 9$—$^3/_4 10^h$ 31. VII. 1924
Einschnitt an der Spitze der Lamina	25	18·9 ± 0·85	1·4	0·115 ± 0·009	14·2, 13·0	10	3·8	1. VIII. 1924
Einschnitt an der Basis der Lamina	25	6·7 ± 0·40			10·6. 4·6	10	1·8	1. VIII. 1924
Schnitt durch den Mittelnerv der Lamina	18	4·12 ± 2·14 (Latenzzeit)		0·108 ± 0·028	25·6, 13·8 19·0, 4·7	10+ 10		$^3/_4 9$—$^3/_4 10^h$ 30. VII. 1924
Schnitt durch den Mittelnerv an der Spitze der Lamina	20—30	12·7 ± 0·43	1·2	0·140 ± 0·036	20, 7	20	2·8	26. VII. 1924
Glühender Span einer alten Schnittstelle genähert	25—30	0·86 ± 3·36 (Latenzzeit)		0·167 ± 0·128	18·0, 6·2 6·6, 3·0	6+ 6		1. VIII. 1924

Tabelle 1.

Art des Reizes	Temp. ° C.	Reaktionszeit und wahrscheinlicher Fehler in Sekunden	Mittlere Entfernung in Zentimeter	Reizleitungsgeschwindigkeit *cm* sek^{-1} und wahrscheinlicher Fehler	Extreme Werte der Reaktionszeit	Zahl der Versuche	Mittlerer Fehler der Einzelversuche	Datum
Glühender Span der Spitze der Lamina genähert	22—29	10·8 ± 0·53	1·3	0·131 ± 0·045	17, 6	20	3·4	26. und 28. VII. 1924
Konstanter Strom 150 Volt, 0·06 sek. Kathode gegen das Gelenk	20—25	6·0 ± 0·16	1·0	0·168 ± 0·004	7, 5	10	0·7	28. VII. 1924
Konstanter Strom 55 bis 80 Volt, 0·06 sek. Kathode gegen das Gelenk	20—25	19·5 ± 1·35			32, 11	10	6·0	28. VII. 1924
				0·155 ± 0·006				

In der nächsten Gruppe von Versuchen wurde ein ausgelöschtes, glühendes Zündholz einer alten Schnittstelle fast bis zur Berührung des Mittelnerven genähert. Der wahrscheinliche Wert der Latenzzeit ist sehr gering, 0·86 Sek., er diente auch zur Berechnung der Leitungsgeschwindigkeit aus Versuchen, bei welchen das glühende Zündholz der Spitze der unverletzten Lamina genähert wurde. Schließlich habe ich zur Erregungsauslösung

einen konstanten elektrischen Strom von 150 Volt und 0·06 Sek.[1] benutzt. Die Zuleitung erfolgte durch unpolarisierbare Elektroden mit Pinseln (Quecksilber-Kalomel-Cl-haltige Lösung), die Kathode, an welcher die Erregung ausgelöst wird, war dem Gelenk zugekehrt. Ich habe angenommen, daß man die Latenzzeit hier vernachlässigen kann. Einerseits kann man das immer, wenn man ein Gelenk direkt elektrisch reizt, andrerseits gehen die primären Stromwirkungen bei Stromöffnung sofort zurück und da die weiteren Vorgänge bis zur eigentlichen Erregungsauslösung überall gleich sein dürften, halte ich die Annahme einer hier zu vernachlässigenden Latenzzeit für berechtigt. Die nächste Versuchsgruppe unterscheidet sich von dieser nur dadurch, daß die Spannung nur 55 bis 80 Volt betrug, die Reize waren wenig über der Schwelle. Die Pinsel benetzten die Kutikula an der Oberseite des Blättchens nur schlecht, d. h. nur an einzelnen Stellen, wo sich meist nur kleine Nerven befanden. Während bei höheren Spannungen der Mittelnerv jedenfalls immer noch mit genügender Intensität durchströmt wird, ist das bei Schwellenreizen kaum der Fall und die großen Reaktionszeiten dürften auf der geringeren Leitungsgeschwindigkeit in der Lamina, beziehungsweise in den kleinen Nerven des Fiederblättchens beruhen.

Im ganzen ergibt sich zunächst eine Unabhängigkeit der Leitungsgeschwindigkeit von der Art des Reizes, denn die Unterschiede bei verschiedenen Reizarten sind kaum größer als die verschiedenen Versuchsgruppen bei einer Reizart und der wahrscheinliche Wert, 0·155 *cm*/sek., liegt bei vier Gruppenresultaten innerhalb, bei vier außerhalb des Bereiches ihres wahrscheinlichen Fehlers, wie es zu erwarten ist, wenn die Abweichungen der einzelnen Gruppenresultate vom wahrscheinlichen Wert rein zufällige sind.

Durchschneidet man die Lamina eines Fiederblättchens etwa in der Mitte, bei höherer Temperatur und am späten Vormittag oder frühen Nachmittag, so erhält man meist sehr geringe Reaktionszeiten. Die Reaktionszeit bei einem Schnitt durch die Spitze ist dabei kaum verändert und fünf- bis sechsmal so groß als jene; da die Entfernung vom Gelenk nur doppelt so groß ist, muß es sich um verschiedene Leitungsgeschwindigkeiten handeln. Unter Vernachlässigung der Latenzzeit erhalte ich aus vier derartigen Versuchen, wo das Blättchen in der Mitte durchschnitten wurde, bei 20° C., als Leitungsgeschwindigkeit $0 \cdot 28 \pm 0 \cdot 03$ *cm*/sek. In manchen Fällen ist die Reaktionszeit unmerklich kurz und es dürfte sich hier um eine dritte, noch höhere Leitungsgeschwindigkeit handeln. Ich komme hierauf unten, p. 12, nochmals zurück.

---

[1] Die hier verwendeten Reizzeiten sind immer etwa der Chronaxie gleich, die ich in einer Arbeit »Zur Theorie der elektrischen Erregung«, welche voraussichtlich in der Biologia Generalis erscheinen wird, bestimmt habe. Die Chronaxie ist diejenige Reizzeit, bei welcher die zum Schwellenreiz erforderliche Spannung doppelt so hoch ist als bei sehr langer Schließung.

Tabelle 2.

Art des Reizes	Sinn der Reizleitung	Blättchen	Temp. ° C.	Reizleitungs-geschwindigkeit *cm* sek^{-1} und wahr-scheinlicher Fehler	Extreme Werte der Reizleitungs-geschwindig-keit	Zahl der Versuche	Mittlerer Fehler der Einzelversuche	Leitungs-geschwindigkeit *cm*/sek^{-1} und wahr-scheinlicher Fehler bezogen auf 24° C.	Datum
Durchschneiden eines Fiederblättchens	basipetal	entfernt	21—30	0·29 ± 0·012	0·48, 0·14	20	0·080	0·27 ± 0·011	29. VII. 1924
Dasselbe		erhalten	21—30	0·32 ± 0·015	0·48, 0·15	20	0·099	0·30 ± 0·014	29. VII. 1924
	akropetal	entfernt	25—30	0·34 ± 0·031	0·48, 0·07	10	0·138	0·30 ± 0·027	29. VII. 1924
		erhalten	25—30	0·35 ± 0·043	0·74, 0·11	10	0·191	0·31 ± 0·038	29. VII. 1924
Durchschneiden des sekundären Blattstiels	basipetal		22—25	0·29 ± 0·026	0·44, 0·21	6	0·086	0·30 ± 0·027	4. VIII. 1924
Glühender Span dem ent-blätterten sekundären Blatt-stiel genähert	vor-wiegend basipetal	entfernt	18—22	0·25 ± 0·029	0·41, 0·15	6	0·096	0·29 ± 0·034	4. VIII. 1924
Dasselbe	vorwiegend akropetal		18—22	0·24 ± 0·021	0·36, 0·13	6	0·070	0·28 ± 0·024	4. VIII. 1924

Tabelle 2.

Art des Reizes	Sinn der Reizleitung	Blättchen	Temp. ° C.	Reizleitungsgeschwindigkeit *cm* sek^{-1} und wahrscheinlicher Fehler	Extreme Werte der Reizleitungsgeschwindigkeit	Zahl der Versuche	Mittlerer Fehler der Einzelversuche	Leitungsgeschwindigkeit *cm*/sek^{-1} und wahrscheinlicher Fehler bezogen auf 24° C.	Datum
Konstanter Strom 150 Volt, 0·18 Sek. am sekundären Blattstiel	basipetal	entfernt	25—26	0·32 ± 0·037	0·67, 0·14	10	0·163	0·30 ± 0·035	1. VIII. 1924
Dasselbe, 30 Volt			30	0·47 ± 0·038	0·64, 0·34	5	0·116	0·38 ± 0·031	1. VIII. 1924
Dasselbe, 6 Volt, oft unterschwellig			18—19	0·28 ± 0·019	0·35, 0·18	5	0·058	0·34 ± 0·023	3. VIII. 1924
Tertiärgelenk durch konstanten Strom, 150 Volt, 0·004 Sek. erregt, oft nicht geleitet			22—26	0·39 ± 0·036	0·66, 0·21	9	0·153	0·39 ± 0·036	31. VII. und 1. VIII. 1924
Durchschneiden eines Fiederblättchens, 2jährige Pflanze		erhalten	27	0·33 ± 0·039	0·44, 0·28	5	0·075	0·29 ± 0·035	11. VIII. 1924
Anbrennen des sekundären Blattstiels mit unten abgetragener Stelle			20	0·28 ± 0·023	0·63, 0·09	15	0·125	0·32 ± 0·027	16. IX. 1924
				0·30 ± 0·008				0·30 ± 0·006	

Die Erregungsleitung im sekundären Blattstiel.

Die Versuchsergebnisse, die ich zunächst besprechen will, sind in Tabelle 2 enthalten. Die Fiederblättchen waren bei einigen Gruppen von Versuchen entfernt worden, und zwar wenigstens einen Tag vor Anstellung der Versuche und immer nur an einem sekundären Blattstiel des Blattes in seinem mittleren Teil. Die Blätter wurden durch diese Operation weiter nicht geschädigt, soweit man das nach Reaktionsfähigkeit und Aussehen beurteilen kann. In den vier ersten Versuchsgruppen wurde die Erregung durch Durchschneiden der Spitze eines Blättchens ausgelöst. Die Leitungsgeschwindigkeit wurde aus der Zeit zwischen den Reaktionen zweier entfernter Tertiärgelenke und aus ihrer Entfernung berechnet. Die Versuche mit entfernten und erhaltenen Fiederblättchen wurden an verschiedenen sekundären Blattstielen derselben Blätter in wechselnder Reihenfolge angestellt. Alle Unterschiede bei entfernten oder erhaltenen Fiederblättchen, basipetaler oder akropetaler Erregungsleitung liegen innerhalb der Fehlergrenzen. In der nächsten Versuchsgruppe wurde der sekundäre Blattstiel selbst durchschnitten. Die Erregung wird hier zunächst beträchlich rascher geleitet, geht aber bald diskontinuierlich in die langsam geleitete über. Letztere wurde hier gemessen. In den beiden nächsten Versuchsgruppen wurde ein ausgelöschtes, glühendes Zündholz der entblätterten Stelle eines sekundären Blattstiels, meist bis zur leichten Berührung genähert. Gemessen wurde die Zeit zwischen der Reaktion des ersten spitzenwärts und des ersten basal gelegenen Blättchens und die Wegdifferenz. Dabei war bei einer Gruppe die basipetal, bei der anderen die akropetal zu durchlaufende Strecke die längere. In den nächsten drei Versuchsgruppen habe ich einen konstanten elektrischen Strom von 0·18 Sek. und 150, 30 und 6 Volt zur Erregungsauslösung verwandt. Die zuleitenden Pinsel lagen an der entblätterten Stelle, die Kathode basal, da die basipetale Leitung beobachtet wurde. Die Latenzzeit war zu vernachlässigen. In der nächsten Versuchsgruppe wurden die Tertiärgelenke eines Blättchenpaares elektrisch erregt; 150 Volt, 0·004 Sek. Bei der kurzen Schließungszeit ist eine direkte Erregung des querdurchströmten sekundären Blattstiels nicht zu erwarten. Die beiden direkt betroffenen Tertiärgelenke reagierten regelmäßig, eine Leitung im sekundären Blattstiel fand aber oft nicht statt. Die vorletzte Versuchsgruppe bezieht sich auf eine zweijährige Pflanze, die letzte wird weiter unten, p. 11, besprochen.

Da die gefundene Leitungsgeschwindigkeit stark von der Temperatur abhängt, habe ich sie noch auf 24° C. umgerechnet, unter Annahme der Beziehung $v_{T+t} = v_T\,(1 + 0{\cdot}04\,t)$, wobei v die Leitungsgeschwindigkeit T die niedrigere, $T+t$ die höhere Temperatur ist. Der Temperaturkoeffizient 0·04 ist einer graphischen Darstellung der in der fünften Reihe angegebenen Leitungsgeschwindigkeiten in Abhängigkeit von der Temperatur entnommen.

Tabelle 3.

Art des Reizes	Sinn der Reizleitung	Temp. ° C.	Reizleitungsgeschwindigkeit *cm* sek^{-1} und wahrscheinlicher Fehler	Extreme Werte der Reizleitungsgeschwindigkeit	Zahl der Versuche	Mittlerer Fehler der Einzelversuche	Datum
Durchschneiden des sekundären Blattstiels in etwa 2·7 *cm* und 0·6 *cm* vom Sekundärgelenk	basipetal	24—29	1·17 ± 0·15		10 + 9		7. bis 9. VIII. 1924
Durchschneiden des sekundären Blattstiels in etwa 3·1 *cm* und 0·6 *cm* vom Sekundärgelenk		18	1·19 ± 0·06		5 + 7		10. IX. 1924
Anschneiden des sekundären Blattstiels von unten in etwa 2·9 *cm*, Durchschneiden in etwa 0·6 *cm* vom Sekundärgelenk		16—18	1·05 ± 0·16		6 + 7		10. und 12. IX. 1924
Durchschneiden des sekundären Blattstiels, beobachtet das erste, langsame Blättchen; Zeit —1·3 sek., Weg —0·4 *cm*		25—30	1·02 ± 0·09	1·38, 0·59	5	0·27	1. VIII. 1924
Anbrennen des sekundären Blattstiels von unten		19	1·22 ± 0·05	1·67, 0·77	12	0·26	10. IX. 1924
Dasselbe	akropetal	20—25	1·20 ± 0·06	1·67, 0·77	10	0·26	13. IX. 1924
Dasselbe, bei durchschnittenem Kantenbündel	basipetal	20—25	1·18 ± 0·05	1·43, 0·77	8	0·22	13. IX. 1924
Dasselbe bei streckenweise abgetragenem Kantenbündel		21—24	1·02 + 0·04	1·25, 0·77	9	0·16	14. und 15. IX. 1924
			1·13 ± 0·02				

Ohne Temperaturkorrektion liegt der wahrscheinliche Wert, 0·30 *cm*/sek., bei 6 Gruppenresultaten innerhalb, bei 7 außerhalb des Bereiches ihres wahrscheinlichen Fehlers, mit Temperaturkorrektion bei 9 innerhalb, bei 4 außerhalb des Bereiches ihres wahrscheinlichen Fehlers. Das letztere erklärt sich dadurch, daß im wahrscheinlichen Fehler jeder Gruppe die Inkonstanz der Temperatur während der betreffenden Versuchsserie steckt.

Die Resultate der nächsten Versuchsgruppen sind in Tabelle 3 enthalten. Wenn man den sekundären Blattstiel durchschneidet und die Reaktionszeit des Hauptgelenkes bestimmt, so erhält man zwei deutlich getrennte Gruppen von Reaktionszeiten, von welchen uns hier nur die der kleineren Zeiten interessiert. (Über die andere Gruppe siehe p. 20.) Wird in so einem Fall nur die Spitze des sekundären Blattstiels abgeschnitten, so reagiert das Hauptgelenk vor den basalen Fiederblättchen. Ich habe immer bei einer Versuchsgruppe den Schnitt nahe der Basis, bei einer nahe der Spitze des sekundären Blattstiels geführt, bei jeder Gruppe die mittlere Reaktionszeit des Hauptgelenkes bestimmt und aus der Differenz dieser mittleren Reaktionszeiten und der Differenz der mittleren Entfernungen der Schnittstellen vom Sekundärgelenk die Leitungsgeschwindigkeit berechnet. Bei einer Gruppe habe ich, statt in der Nähe der Spitze zu durchschneiden, nur von unten tief eingeschnitten. (Es wurde, wie immer, eine scharfe Schere verwendet.) Wie oben erwähnt, wird beim Durchschneiden des sekundären Blattstiels die Erregung zunächst auch an den Blättchen sichtbar rasch geleitet; da es sich hier aber meist nur um eine kurze Strecke handelt, läßt sich die Geschwindigkeit schwer direkt bestimmen. Ich habe deshalb bei der in der vierten Zeile der Tabelle 3 enthaltenen Versuchsgruppe die Reaktionszeit des ersten langsam reagierenden Tertiärgelenkes bestimmt und von der Entfernung die mittlere Entfernung zweier Blättchen, 0·4 *cm*, von der Zeit die mittlere für 0·4 *cm* erforderliche Zeit bei langsamer Leitung, 1·3 Sek., subtrahiert. Bei den nächsten Versuchsgruppen wurde der sekundere Blattstiel mit einem brennenden Zündholz angebrannt. Man erhält hier wieder dieselbe Leitungsgeschwindigkeit wie beim Durchschneiden, und zwar in basipetalem und in akropetalem Sinn. Auch wenn man das Kantenbündel durchschneidet oder auf einer Strecke von einigen Millimetern abträgt, bleibt diese Leitungsgeschwindigkeit durch Anbrennen auslösbar. Fig. 1 zeigt einen Querschnitt durch eine Stelle mit derart abgetragenem Kantenbündel. Von 12 Versuchen mit solchen sekundären Blattstielen ergaben 9 die große Leitungsgeschwindigkeit, 3 etwas längere Leitungszeiten, was aber auch an normalen Blattstielen vorkommt, weil die Erregung auch hier manchmal diskontinuierlich auf die geringere Geschwindigkeit übergeht. Da bei der Abtragung 2 bis 3 Blättchenpaare entfernt oder stark geschädigt werden, konnte ich nicht entscheiden, ob der Übergang auch hier diskontinuierlich ist. Wenn von der Unterseite eines sekundären Blattstieles nur die primäre

Rinde entfernt wird, so passiert die durch Anbrennen ausgelöste Erregung die Stelle noch rasch. Fig. 2 gibt einen Querschnitt durch eine Stelle mit derartiger Abtragung wieder. Geht aber die Abtragung von unten so weit, wie es Fig. 3 an einem Querschnitt zeigt, daß also noch das Phloëm des unteren Hauptbündels verletzt

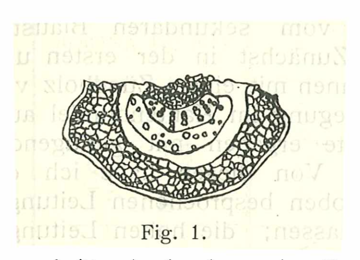


Fig. 1.

Querschnitt durch den sekundären Blattstiel; oberer Teil, mit dem Kantenbündel, abgetragen. Epidermis und Bastring weiß gelassen, primäre Rinde und Mark mit eingezeichneten Zellen, Xylem mit eingezeichneten Gefäßen, Phloëm mit eingezeichneten »Haberlandt'schen« Schlauchzellen und einzelnen größeren Siebröhren.

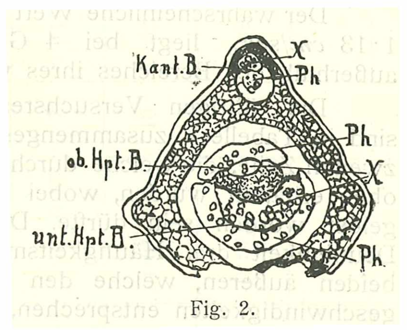


Fig. 2.

Querschnitt durch den sekundären Blattstiel, die Abtragung reicht bis in die primäre Rinde. Kant. B. = Kantenbündel; ob. Hpt. B. = oberes Hauptbündel, unt. Hpt. B. = unteres Hauptbündel, X = Xylem, Ph = Phloëm, sonst wie Fig. 1.

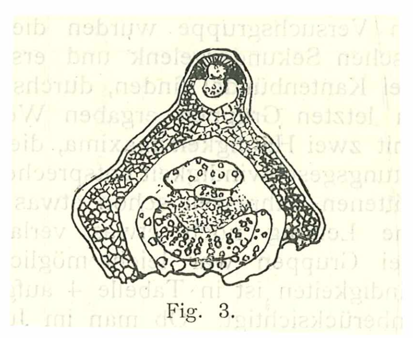


Fig. 3.

Querschnitt durch den sekundären Blattstiel, die Abtragung reicht bis in das Phloëm des unteren Hauptbündels. Die Gewebe sind wie in Fig. 1 dargestellt.

ist, so wird der Brandreiz nur mehr langsam geleitet, und zwar schon in dem ganzen Stück spitzenwärts von der verletzten Stelle. Von 16 derartigen Versuchen ergab nur einer die große Leitungsgeschwindigkeit; die Abtragung war hier zwar tief, aber möglicherweise nur einseitig. Die Leitungszeit, immer für 2 *cm*, war nur in zwei Fällen kürzer als die längste bei den 12 Versuchen mit abgetragenem Kantenbündel. Die Versuche sind, mit Ausnahme des

einen, oben erwähnten, in Tabelle 2 in der letzten Zeile angeführt. Bei allen Abtragungen war die langsame Reizleitung ausgelöst durch Durchschneiden eines Fiederblättchens an der Spitze erhalten, meist auch nicht gestört, selten trat an der Stelle, wo das Kantenbündel abgetragen war, eine Verzögerung ein.

Der wahrscheinliche Wert der großen Leitungsgeschwindigkeit, 1 13 *cm*/sek., liegt bei 4 Gruppenresultaten innerhalb, bei 4 außerhalb des Bereiches ihres wahrscheinlichen Fehlers.

Die übrigen Versuchsresultate vom sekundären Blattstiel sind in Tabelle 4 zusammengestellt. Zunächst in der ersten und zweiten Zeile, die welche durch Anbrennen mit einem Zündholz von oben erhalten wurden, wobei die Erregung im Kantenbündel ausgelöst worden sein dürfte. Die Werte ergaben mit genügender Deutlichkeit drei Häufigkeitsmaxima. Von diesen habe ich die beiden äußeren, welche den schon oben besprochenen Leitungsgeschwindigkeiten entsprechen, weggelassen; die hohen Leitungsgeschwindigkeiten erhält man bei zu starkem Anbrennen, die geringen bei zu schwachem, was nach dem oben Gesagten zu erwarten ist. Die Unterschiede der Leitungsgeschwindigkeit in akropetalem und in basipetalem Sinn liegen innerhalb der Fehlergrenzen. Bei Abtragung des Kantenbündels treten die mittleren Werte gegenüber den anderen sehr zurück; sie können ja in einzelnen Fällen durch Kombination der beiden anderen vorgetäuscht werden, was gerade an verletzten Blattstielen schwer zu konstatieren ist. In der dritten Versuchsgruppe wurden die Kantenbündel mit einer Schere zwischen Sekundärgelenk und erstem Blättchenpaar, wo sich noch zwei Kantenbündel finden, durchschnitten. Die Versuche der beiden letzten Gruppen ergaben Werte der Leitungsgeschwindigkeit mit zwei Häufigkeitsmaxima, die der mittleren und der geringeren Leitungsgeschwindigkeit entsprechen. Da die Pflanzen in der vorgeschrittenen Jahreszeit schon etwas geschädigt waren, war die langsame Leitung noch etwas verlangsamt und eine Trennung in zwei Gruppen war leicht möglich. Die Gruppe der größeren Geschwindigkeiten ist in Tabelle 4 aufgenommen, die der kleineren blieb unberücksichtigt. Ob man im Juli und August bei derartigen Versuchen nur die mittlere Geschwindigkeit erhält und ob andernfalls eine Trennung leicht möglich ist, kann ich leider nicht sagen. In der vorletzten Versuchsgruppe handelt es sich um die von einem benachbarten sekundären Blattstiel zugeleitete Erregung, wenn dieser stark von unten angebrannt wurde. In der letzten Versuchsgruppe habe ich die Erregung ausgelöst, indem ich ein Blättchen in seinem basalen Teil durchschnitt.

Die größte Geschwindigkeit im sekundären Blattstiel erhält man beim Durchschneiden eines Fiederblättchens nur selten und allermeist nur auf ganz kurze Strecken. Die Möglichkeit dieser Auslösung vom Blättchen aus macht es aber höchst wahrscheinlich, daß diese dritte, größte Leitungsgeschwindigkeit auch im Blättchen

Tabelle 4.

Art des Reizes	Sinn der Reizleitung	Temp. ° C.	Reizleitungsgeschwindigkeit *cm* sek^{-1} und wahrscheinlicher Fehler	Extreme Werte der Reizleitungsgeschwindigkeit	Zahl der Versuche	Mittlerer Fehler der Einzelversuche	Datum
Anbrennen des sekundären Blattstiels von oben	basipetal	22—24	0·48 ± 0·02	0·71, 0·36	10	0·10	20. IX. 1924
Dasselbe	akropetal	20—25	0·44 ± 0·01	0·51, 0·36	11	0·05	23. bis 26. IX. 1924
Anschneiden der Kantenbündel an der Basis des sekundären Blattstiels		21	0·51 ± 0·03	0·67, 0·35	7	0·11	23. und 27. IX. 1924
Starkes Anbrennen eines zweiten sekundären Blattstiels		19—21	0·45 ± 0·02	0·65, 0·36	10	0·07	23. bis 25. IX. 1924
Durchschneiden des Mittelnervs eines Fiederblättchens nahe der Basis	meist basipetal	20—24	0·45 ± 0·02	0·57, 0·35	8	0·08	29. und 30. IX. 1924
			0·45 ± 0·01				

vorkommt. Ihre direkte Feststellung ist hier ja schwer, weil man nie sicher ist, das Tertiärgelenk nicht direkt erregt zu haben.

Der wahrscheinliche Wert der mittleren Leitungsgeschwindigkeit ist 0·45 *cm*/sek., er liegt bei 3 Gruppenresultaten innerhalb, bei 2 außerhalb des Bereiches ihres wahrscheinlichen Fehlers.

Zusammenfassend kann man vom sekundären Blattstiel sagen, daß die Leitungsgeschwindigkeit von der Reizart und teilweise von der Reizstärke diskontinuierlich, stufenweise abhängig ist und sich als in basipetalem und akropetalem Sinn gleich ergibt.

Schon Bert[1] gibt für die Leitungsgeschwindigkeit im sekundären Blattstiel 0·2 bis 0·5 *cm*/sek. an, was mit den extremen Werten der Tabelle 2 gut übereinstimmt. Dutrochet[2] fand beim Anbrennen eines Blattes an der Spitze 0·8 bis 1·5 *cm*/sek., also etwa die extremen Werte der Tabelle 3.

Die Erregungsleitung im primären Blattstiel.

Die 4 ersten Versuchsgruppen in Tabelle 5 zeigen, daß die Leitungsgeschwindigkeit bei Erregung durch den elektrischen Strom von der verwandten Spannung unabhängig ist, von der Temperatur aber stark beeinflußt wird. Bei den nächsten Versuchen wurde der sekundäre Blattstiel angebrannt. Es wurde die Zeit zwischen der Reaktion des basalen Fiederblättchenpaares und der des Hauptgelenkes gemessen. Die so ausgelöste Erregung, die, wie gesagt, bis zum Sekundärgelenk mit der größten Geschwindigkeit geleitet wird, wird im primären Blattstiel immer mit der geringsten geleitet. Daß die Erregung nicht zwischen basalem Fiederblättchenpaar und Sekundärgelenk längere Zeit aufgehalten wird, wie das sonst oft vorkommt (siehe p. 20), erkennt man daran, daß (bei jungen Blättern) das Sekundärgelenk sehr bald nach den basalen Fiederblättchen reagiert. In der nächsten Versuchsgruppe, wo die Zeit zwischen dem Anbrennen des Sekundärgelenkes und der Reaktion des Hauptgelenkes gemessen wurde, erhieit ich dieselbe Geschwindigkeit und ebenso ergibt sich beim Anbrennen des primären Blattstiels mit einem Zündholz diese geringste Leitungsgeschwindigkeit. Auch in den Versuchen K. Linsbauers[3], bei welchen durch einen elektrisch erhitzten Platindraht gereizt wurde, trat diese Leitungsgeschwindigkeit auf. Beim Durchschneiden eines Sekundärgelenkes erhält man diese Geschwindigkeit bei jungen Blättern meistens, bei älteren Blättern fast immer eine

---

1 Bert, Récherches sur le mouvement de la sensitive. Mém. d. l'Acad. d. sc. phys. et natur. d. Bordeaux. Bd. VII, p. 47, 1870 (Zit. nach W. Pfeffer, Über die Fortpflanzung des Reizes bei *Mimosa pudica*. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 9, p. 325, 1873.)

2 M. H. Dutrochet, Mémoires pour servir a l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux. I., Paris 1837, p. 550.

3 K. Linsbauer, l. c., p. 400 bis 401.

Tabelle 5.

Art des Reizes	Sinn der Reizleitung	Temp. ° C.	Reizleitungsgeschwindigkeit *cm* sek^{-1} und wahrscheinlicher Fehler	Extreme Werte der Reizleitungsgeschwindigkeit	Zahl der Versuche	Mittlerer Fehler der Einzelversuche	Datum
Konstanter Strom 150 Volt, 0·18 Sek. am primären Blattstiel	basipetal	30	2·2 ± 0·07	2·8, 1·7	10	0·30	1. und 5. VIII. 1924
Dasselbe 4 bis 10 Volt Schwellenreize	»	30	2·0 ± 0·05	2·2, 1·8	6	0·15	5. VIII. 1924
Dasselbe, 150 Volt		18—19	0·9 ± 0·04	1·0, 0·7	5	0·12	3. VIII. 1924
15 Volt	»	18—19	1·1 ± 0·04	1·4, 0·9	10	0·17	3. VIII. 1924
Anbrennen des sekundären Blattstiels, junge Blätter		20	1·0 ± 0·06	1·4, 0·5	10	0·25	13. IX. 1924
Anbrennen des Sekundärgelenkes		18	0·9 ± 0·06	1·1, 0·6	5	0·18	1. IX. 1924
Durchschneiden des Sekundärgelenkes, junge Blätter		21—24	1·4 ± 0·10	2·1, 0·6	11	0·48	15. IX. 1924
Abquetschen des primären Blattstiels, junge Blätter	akropetal	21—24	1·6 ± 0·20	2·7, 0·5	9	0·83	14. IX. 1924
Konstanter Strom 30 Volt, 0·18 Sek. am primären Blattstiel, zweijährige Pflanze	basipetal	27	1·3 ± 0·08	1·6, 0·8	6	0·26	11. VIII. 1924
Durchschneiden des sekundären Blattstiels, dieselbe Pflanze		27	1·3 ± 0·09	1·9, 0·6	10	0·39	11. VIII. 1924
Konstanter Strom 150 Volt, viele Minuten am Stamm, dieselbe Pflanze	akropetal	26—29	1·6 ± 0·14	2·5, 1·0	9	0·57	11. VIII. 1924

höhere, oft die höchste. In der siebenten Versuchsgruppe, die sich eben auf das Durchschneiden der Sekundärgelenke bezieht, sind 4 Versuche ausgeschieden, weil sie die nächst höhere Geschwindigkeit ergaben. Die akropetale Leitung kann man nur an Blättern untersuchen, deren Sekundärgelenke einigermaßen regelmäßig reagieren. Ich fand das einerseits bei jüngeren, noch hellgrünen Blättern, andrerseits an den Blättern einer zweijährigen Pflanze. Während die Latenzzeit des Hauptgelenkes bei derartigen Versuchen vernachlässigt werden kann (für mich war sie mit der Stoppuhr nicht meßbar, Bose[1] gibt sie zu 0·1 Sek. an), habe ich die Latenzzeit des Sekundärgelenkes bei direkter elektrischer Erregung im Mittel zu 0·8 Sek. gefunden und diesen Betrag überall, wo die Reaktion des Sekundärgelenkes beobachtet wurde, in Rechnung gesetzt. Die Reaktion des Sekundärgelenkes ist meist träg und man stoppt erst ab, wenn der sekundäre Blattstiel einen gewissen Kreisbogen beschrieben hat, so daß die wahre Latenzzeit möglicherweise ebenso kurz ist wie beim Hauptgelenk. Ich habe also in der achten Versuchsgruppe an jungen Blättern den primären Blattstiel in der Nähe des Hauptgelenkes abgequetscht und die Reaktionszeit der Sekundärgelenke bestimmt. Es mußten wieder 4 Versuche ausgeschlossen werden, weil sie die nächst höhere Leitungsgeschwindigkeit ergaben. Die drei letzten Versuchsgruppen beziehen sich auf eine überwinterte Pflanze. Zunächst wurde der primäre Blattstiel elektrisch gereizt. In der vorletzten Versuchsgruppe wurde der sekundäre Blattstiel an der Spitze durchschnitten und nur solche Fälle beobachtet, bei welchen keine rasche Reizleitung zum Hauptgelenk erfolgte. Das Sekundärgelenk reagierte dann einige Sekunden nach dem basalen Fiederblättchenpaar und ich maß die Zeit zwischen der Reaktion vom Sekundär- und Hauptgelenk. In der letzten Versuchsgruppe wurde am Stamm elektrisch mit 150 Volt und langer Dauer gereizt. Der primäre Blattstiel war mit Watte unterstützt, so daß er sich nur um einen ganz geringen Betrag senken konnte. Eine starke natürliche Senkung des Blattes scheint durch den Luftwiderstand eine direkte mechanische Erregung der Sekundärgelenke zu bewirken. Gemessen wurde die Zeit zwischen der Reaktion des Haupt- und des Sekundärgelenkes.

Die Unterschiede zwischen basipetaler und akropetaler Leitungsgeschwindigkeit liegen innerhalb des Fehlerbereiches der Messungen.

H. Dutrochet[2] brannte mit einem Brennglas einmal die Blättchen, einmal den Stamm an und fand in beiden Fällen

---

[1] J. Ch. Bose, Rechearches on irritability of plants. New York, Bombay and Calcutta, 1913.

[2] H. Dutrochet, Physiologische Untersuchungen über die Beweglichkeit der Pflanzen und Tiere. 1824. Übersetzt und berausgegeben von A. Nathansohn. Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften Nr. 154. Leizig 1906, p. 49 und 50.

0·8 bis 1·0 *cm*/sek. als Leitungsgeschwindigkeit im primären Blattstiel.

Für den Temperaturkoeffizient der geringen Leitungsgeschwindigkeit im primärenBlattstiel erhält man aus den Versuchen Bose's[1] im Mittel $\alpha = 0 \cdot 09$, aus meinen Versuchen mit elektrischer Erregung bei 18 bis 19 und bei 30° C, $\alpha = 0 \cdot 10$, wenn man dieselbe Beziehung wie oben, p. 8, zugrundelegt.

Eine größere Leitungsgeschwindigkeit im primären Blattstiel ist bisher nur bei Schnittverletzungen oder beim Abquetschen beobachtet worden. Zuerst hat K. Linsbauer[2] beim Anschneiden des Kantenbündels im Mittel eine Leitungsgeschwindigkeit von 3·12 *cm*/sek. gefunden; die drei Doppelversuche ergeben einen wahrscheinlichen Fehler von nur ± 0·04. Auch ich habe beim Anschneiden eines Kantenbündels mit dem Rasiermesser ganz ähnliche Werte erhalten, verzichte aber auf ihre Wiedergabe, da die Bestimmungen Linsbauer's weit genauer sind. Beim Durchschneiden der Sekundärgelenke ergaben, wie oben erwähnt, vier Versuche die mittlere Leitungsgeschwindigkeit und aus ihnen erhält man 3·3 ± 0·1 *cm*/sek. Auch beim Abquetschen des primären Blattstiels mißt man, wie erwähnt, manchmal Reaktionszeiten des Sekundärgelenkes die auf eine größere Leitungsgeschwindigkeit in akropetalem Sinn schließen lassen, doch ist die Berechnung unsicher, da die Latenzzeit der Sekundärgelenke schon einen beträchtlichen Teil der ganzen Reaktionszeit ausmacht. Bei allen diesen Versuchen erhält man mehr oder weniger oft die geringste Leitungsgeschwindigkeit und auch K. Linsbauer[3] erwähnt in einer Anmerkung, daß sich beim Anschneiden eines Kantenbündels manchmal unvermittelt große Reaktionszeiten ergaben.

Wenn man bei älteren Blättern die Sekundärgelenke durchschneidet oder bei irgendwelchen Blättern den primären Blattstiel, so ist die Reaktionszeit fast immer so kurz, daß man sie mit der Stoppuhr nicht mehr bestimmen kann. K. Linsbauer[4] hat den primären Blattstiel in verschiedener Entfernung vom Hauptgelenk durchschnitten; seine Versuche lassen sich ganz zwanglos in zwei Gruppen teilen mit mittleren Entfernungen von 2·1 und 5·7 *cm* vom Hauptgelenk. Die Differenz der Mittel der Reaktionszeiten ist 0·09 ± 0·06 Sek., der wahrscheinliche Wert der Leitungsgeschwindigkeit 40 *cm*/sek. Linsbauer gibt als minimalen Wert 10 *cm*/sek. an. Aus den Versuchen, bei welchen ich den sekundären Blattstiel in verschiedener Entfernung vom Sekundärgelenk durchschnitten und die Reaktion im Hauptgelenk beobachtet habe, erhält man für den primären Blattstiel Leitungsgeschwindigkeiten,

---

1 J. Ch. Bose, l. c., 1913, p. 150.

2 K. Linsbauer, l. c., p. 401 bis 403.

3 K. Linsbauer, l. c., p. 403, Anm. 1.

4 K. Linsbauer, l. c., p. 403 bis 405.

von 14 bis 19 *cm*/sek., doch können diese Werte mit großen, systematischen Fehlern behaftet sein, die bei der Bestimmung der Leitungsgeschwindigkeit im sekundären Blattstiel durch Differenzbildung herausfallen.

Die Erregungsleitung im geschädigten Blatte.

J. Bose[1] hat am primären Blattstiel geschädigter Pflanzen eine Abhängigkeit der Leitungsgeschwindigkeit von der Reizstärke bei elektrischer Erregung gefunden.

Ich habe die basipetale Leitungsgeschwindigkeit im sekundären Blattstiel bei zwei schlecht eingetopften Pflanzen, deren Blättchen klein waren und bald vergilbten, bei erhaltenen und bei entfernten Fiederblättchen, untersucht. Bei der einen Pflanze wurde die Erregung in einigen sekundären Blattstielen besonders langsam geleitet, in anderen normal, ohne jeden Zusammmenhang damit, ob die Fiederblättchen erhalten oder entfernt waren. Bei der zweiten Pflanze leiteten die sekundären Blattstiele, deren Fiederblättchen entfernt waren, regelmäßig langsamer als die beblätterten, wurden aber nach einigen Tagen überhaupt unfähig, eine Erregung, die beim Durchschneiden eines Fiederblättchens ausgelöst wurde, zu leiten, waren also jedenfalls im allgemeinen zu stark geschädigt.

Dann habe ich Pflanzen, die durch kalte Nächte, in welchen die Temperatur bis +3·5° C. gesunken war, nicht unbeträchtlich geschädigt waren, während ihrer Erholung untersucht. Wie Tabelle 6 zeigt, hängt die Leitungsgeschwindigkeit hier im sekundären Blattstiel scheinbar kontinuierlich von der Reizstärke und vom Zustand der Pflanzen ab. Es ist bemerkenswert, daß etwa ein Siebentel der normalen Leitungsgeschwindigkeit nie unterschritten wird. Bei stärkerer Schädigung bleibt die Erregung ganz stecken und wird höchstens nach einiger Zeit durch eine zweite Erregungswelle überholt, wodurch im ganzen eine geringere Geschwindigkeit vorgetäuscht werden kann. Gerade bei geschädigten Pflanzen kann man den Ausgang einer zweiten Erregungswelle von der Reizstelle oft deutlich beobachten, wenn die nur unvollkommen aufgerichteten Blättchen sich weiter erheben, wobei sich diese zweite Welle zuweilen weiter fortpflanzt als die erste.

Ich stelle mir vor, daß es im Phloëm eine große Zahl von erregungsleitenden Zelizügen gibt, deren jeder eine physiologische Einheit bildet und seine eigene Leitungsgeschwindigkeit hat, die allerdings von einem Mittelwert nicht stark abweicht. Im gesunden Blattstiel würde die Erregung, gleichgültig wo sie zuerst ausgelöst wird, seitlich auf alle anderen Zellzüge übergehen und zur Beobachtung käme natürlich nur die Geschwindigkeit im raschest leitenden Zellstrang. Bei zunehmender Schädigung würde der seitliche Übergang der Erregung von einem Zellzug zum anderen, an

[1] J. Ch. Bose, l. 1913, p. 142 bis 145.

Tabelle 6.

Art des Reizes	Temp. ° C.	Reizleitungsgeschwindigkeit *cm* sek^{-1} und wahrscheinlicher Fehler	Extreme Werte der Reizleitungsgeschwindigkeit	Zahl der Versuche	Mittlerer Fehler der Einzelversuche	Datum
Anschneiden eines Fiederblättchens[1], [2]. ..	16—21	0·077 ± 0·004	0·167, 0·051	11	0·021	2. und 3. IX. 1924
Schnitt durch den sekundären Blattstiel[1], [3]	21	0·111 ± 0·010	0·165, 0·081	5	0·030	3. IX. 1924
Anschneiden eines Fiederblättchens	16—19	0·083 ± 0·004	0·125, 0·056	12	0·021	2. IX. 1924
Anschneiden eines Fiederblättchens	21	0·185 ± 0·018	0·327, 0·092	10	0·081	3. IX. 1924
Schnitt durch den sekundären Blattstiel....	21	0·259 ± 0·019	0·310, 0·216	3	0·039	3. IX. 1924
Anschneiden eines Fiederblättchens	19	0·26 ± 0·017	0·36, 0·19	6	0·055	10. IX. 1924
Schnitt durch ein sekundären Blattstiel	19	0·31 ± 0·019	0·43, 0·24	6	0·064	10. IX. 1924

[1] Es wurden sekundäre Blattstiele verwendet, in denen der Reiz stecken blieb, wenn nur ein Fiederblättchen angeschnitten wurde.

[2] Drei Werte, 0·034, 0·035 und 0·036 *cm* sek^{-1}, wurden ausgeschlossen, weil die erste Reizwelle stecken blieb und erst nach längerer Zeit die weiteren Blättchen zusammenklappten.

[3] Ein Wert, 0·057 *cm* sek^{-1}, wurde aus demselben Grunde wie oben unter [2] ausgeschlossen.

immer mehr Stellen unmöglich, so daß die vom Reiz nicht direkt getroffenen Zellstränge sich an der Leitung in immer geringerer Zahl beteiligten. Bei dem »stärkeren« Reiz erstreckt sich aber die direkte Wirkung auf einen größeren Bereich, daher die im Mittel größere Leitungsgeschwindigkeit. Eine weitere Folge größerer Schädigung könnte natürlich noch die Verminderung der Leitungsgeschwindigkeit in allen Zellzügen sein. Zugunsten dieser Ansicht spricht auch, daß bei der Erregungsleitung in geschädigten sekundären Blattstielen oft einzelne Blättchen stehen bleiben, denn jedes Tertiärgelenk wird nur mit einzelnen erregungsleitenden Zellsträngen in Verbindung stehen.

Die Stelle zwischen Sekundärgelenk und erstem, basalem Blättchenpaare.

Die Stelle zwischen Sekundärgelenk und erstem, basalem Blättchenpaare ist nur in bezug auf die langsam geleitete Erregung eine ausgezeichnete und nur von der langsamen Erregungsleitung soll hier die Rede sein. Bei Blättern, deren Sekundärgelenke gut reagieren, sieht man unmittelbar, daß jede langsam geleitete Erregung, wenn sie diese Stelle überhaupt passiert, hierzu einige Sekunden braucht. Da ich solche Blätter meist nicht in genügender Zahl zur Verfügung hatte, habe ich bei basipetaler Leitung die Reaktion am letzten Blättchenpaar und am Hauptgelenk beobachtet, bei akropetaler Leitung die Zeit zwischen Reiz und Reaktion des ersten basalen Blättchenpaares gemessen. Man kann die Leitungszeit im primären Blattstiel leicht in Abzug bringen, sie ist aber meist belanglos. Aus den ersten drei Versuchsgruppen in Tabelle 7 geht hervor, daß die Leitungszeit vom basalen Blättchenpaar zum Hauptgelenk, wenn die Spitze eines Blättchens abgeschnitten wird, etwa $16^1/_2$ Sek. beträgt, nach der vierten Versuchsgruppe beträgt diese Zeit, wenn alle Blättchen einer Seite an ihren Spitzen durchschnitten werden, etwa $10^1/_2$ Sek. Es dürfte also hier einen Abschnitt mit Dekrement der Leitung und Summation der aufeinanderfolgenden Erregungswellen geben. Die folgenden Versuchsgruppen zeigen, daß die Leitungszeit bei stärkeren Reizen kürzer ist und daß sie meist auch mit abnehmender Entfernung von der kritischen Stelle abnimmt. Da nach den Untersuchungen von J. Ch. Bose und S. Ch. Guha (l. c.) ein starker Reiz zu einer Folge von elektrischen negativen Schwankungen führt, dürfte es sich an dieser Stelle und bei der langsam geleiteten Erregung immer um Summation mehr oder weniger rasch aufeinanderfolgender Erregungswellen handeln.

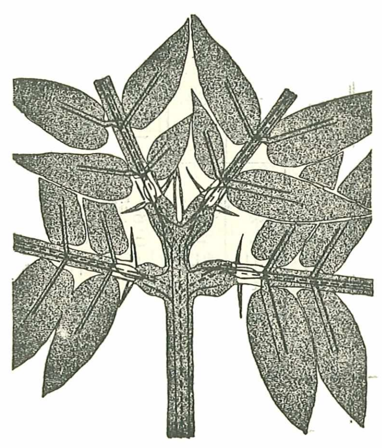
Das Blatt als Ganzes.

Der Umstand, daß man bei gewissen Reizarten nur bestimmte Leitungsgeschwindigkeiten erhält, bei anderen nur Werte, die zwei von den drei möglichen Gruppen angehören, und daß sich dann

Tabelle 7.

Art des Reizes	Sinn der Reizleitung	Durchschnittlicher Weg im primären Blattstiele	Temp. ° C.	Leitungszeit in Sek. und wahrscheinlicher Fehler	Extreme Werte der Leitungszeit	Zahl der Versuche	Mittlerer Fehler der Einzelversuche	Datum
Ein Blättchen an der Spitze des sekundären Blattstiels durchschnitten	basipetal	4·1	25—30	14·8 ± 2·8	26·2, 6·4	4	7·4	7. VIII. 1924
Ein Blättchen an der Basis des sekundären Blattstiels durchschnitten		4·5	25—30	16·7 ± 1·3	23·2, 9·6	8	5·1	7. VIII. 1924
Ein Blättchen in der Mitte des sekundären Blattstiels durchschnitten		3·2	21—23	17·5 ± 1·3	27·2, 6·8	11	5·9	17. IX. 1924
Fast alle Blättchen an einer Seite des sekundären Blattstiels durchschnitten		3·1	21—23	10·7 ± 0·6	15·2, 4·6	11	3·0	17. IX. 1924
Sekundärer Blattstiel an der Spitze abgeschnitten		4·6	25—30	18·7 ± 1·8	36·0, 6·4	10	7·8	7. und 8. VIII. 1924
Sekundärer Blattstiel an der Basis abgeschnitten		4·7	24—30	6·2 ± 0·9	14·4, 2·4	10	3·8	7. und 9. VIII. 1924
Konstanter Strom 150 Volt, 0·18 Sek. am primären Blattstiel	akropetal	3·9	25—29	41·3 ± 3·3	53·6, 24·6	6	11·0	4. VIII. 1924
Dasselbe		0·6	25—29	14·7 ± 2·3	24·2, 1·2	6	7·7	4. VIII. 1924
Abquetschen des primären Blattstiels		4·5	22—25	9·8 ± 0·8	15·2, 4·0	9	3·5	5. VIII. 1924
Dasselbe		0·5	22—25	2·4 ± 0·25	5·0, 1·2	9	1·1	5. VIII. 1924

oft noch ein Zerfallen in diese Gruppen durch Häufigkeitsmaxima ergibt, daß man im sekundären Blattstiel dem diskontinuierlichen Übergang der großen in die geringe Leitungsgeschwindigkeit direkt beobachten kann, sowie andrerseits der Umstand, daß die rasche oder die mittlere Erregungsleitung sich bei gewisser Erregungseinleitung oder überhaupt nur über ganz bestimmte Teile des Blattes erstrecken, was gleich noch näher besprochen werden soll, legen den Schluß nahe, daß es im Blatte von *Mimosa pudica* eine Reihe distinkter, in bestimmter Weise verbundener erregungsleitender Systeme gibt.



	Lamina	sek. Blst.	prim. Blst.
	0·155 ±0·006	0·30 ±0·006	1·3 ±0·04 *cm* sek.$^{-1}$
	0·28 ±0·03	0·45 ±0·01	3·1 ±0·04 *cm* sek.$^{-1}$
		1·13 ±0·02	28 ±6 *) *cm* sek.$^{-1}$

Fig. 4.

Die langsame Erregungsleitung findet in allen Teilen des Blattes statt und es werden im allgemeinen alle Gelenke, an denen die Erregung vorbeikommt, betroffen. In der schematischen Fig. 4 ist sie durch die allgemeine Tonung angegeben. Die Leitungsgeschwindigkeit in diesem System ist in den verschiedenen Teilen des Blattes verschieden. Zwischen dem Sekundärgelenk und dem ersten basalen Blättchenpaar befindet sich die oben besprochene Stelle mit Leitungsverzögerung und wahrscheinlich mit Erregungssummation; sie ist in Figur 4 weiß ausgespart.

Die Systeme, denen die mittlere Leitungsgeschwindigkeit zukommt, dürften in den Kantenbündeln lokalisiert sein. Einerseits

*) Dem Resultat aus den Versuchen K. Linsbauer's (40 *cm*/sek.) wurde das Gewicht 2, den Resultaten aus meinen Versuchen (14 und 19 *cm*/sek.) je das Gewicht 1 beigelegt.

kann die Erregungseinleitung durch Einschneiden in die Kantenbündel des primären oder des sekundären Blattstieles erfolgen, andrerseits scheint Abtragung der Kantenbündel am sekundären Blattstiel die Leitung mit mittlerer Geschwindigkeit aufzuheben. In Fig. 4 sind diese Systeme durch die dünnen ausgezogenen Linien wiedergegeben. Eines verbindet das Hauptgelenk mit den Sekundärgelenken und endigt in diesen, denn alle am primären Blattstiel angebrachten Reize führen im sekundären nur zur langsamen Leitung und keine vom sekundären Blattstiel zugeleitete Erregung wird im primären mit der mittleren Geschwindigkeit fortgeleitet. Ein zweites, davon ganz getrenntes System kommt etwa aus der Mitte der Mittelnerven der einzelnen Blättchen, durchzieht die sekundären Blattstiele, geht in die Sekundärgelenke und verbindet hier die benachbarten sekundären Blattstiele untereinander, denn man kann die mittlere Leitungsgeschwindigkeit an allen genannten Stellen auslösen, erhält dabei aber im primären Blattstiel immer nur die langsame Leitung. Die Leitungsgeschwindigkeit ist im Mittelnerv des Blättchens kleiner als im sekundären Blattstiel. Zumindest von diesem zweiten System, das die sekundären Blattstiele durchzieht, kann die Erregung überall auf das langsam leitende System übertreten, was man immer dann beobachten kann, wenn sie in dem System von mittlerer Leitungsgeschwindigkeit erlischt.

Von der größten Leitungsgeschwindigkeit gibt es ein System, in Fig. 4 stark ausgezogen, das ebenfalls in der Mitte der Mittelnerven der Blättchen entspringt; es verläuft in den Hauptbündeln des sekundären Blattstiels, vielleicht nur im unteren, weil die rasche Leitung durch Abtragung dieses Bündels, Fig. 3, aufgehoben wird. Es endigt im Sekundärgelenk, denn die rasche Leitung erstreckt sich auch bei stärkstem Anbrennen eines sekundären Blattstiels nie über diesen hinaus, geht aber eventuell unter Erregung der Sekundärgelenke, ohne Verzögerung in die langsame des primären Blattstiels über. Die Erregung kann überall auf das langsamste System übertreten, was immer dann sichtbar wird, wenn sie in dem mit großer Leitungsgeschwindigkeit erlischt. Sonst ist ein Übertritt nur auf dasjenige System mittlerer Geschwindigkeit möglich, das die Kantenbündel der sekundären Blattstiele durchzieht, und zwar ausschließlich im Sekundärgelenk, denn man beobachtet die mittlere Leitungsgeschwingigkeit nie in einem sekundären Blattstiel, in dem die große erlischt, als Fortsetzung von dieser, wohl aber öfter, wenn die große das Sekundärgelenk erreicht, in den benachbarten sekundären Blattstielen. Das Sekundärgelenk ist auch die einzige Stelle, wo die beiden Systeme einander nahe kommen dürften.

Ein zweites System mit großer Leitungsgeschwindigkeit, in Fig. 4 gestrichelt, durchzieht die sekundären Blattstiele und den primären und erregt das Hauptgelenk, erregt aber im Gegensatz zu allen bisherigen Systemen weder ein Sekundär-, noch ein Tertiärgelenk, an welchem es vorbeizieht und die Erregung geht von ihm auf kein anderes System über, was daraus hervorgeht, daß man

durch Anschneiden des primären oder des sekundären Blattstiels eine rasche Leitung zum Hauptgelenk einleiten kann, ohne daß sonst etwa an den Fiederblättchen eine rasche Leitung sichtbar würde. Die Leitungsgeschwindigkeit dieses Systems ist im sekundären Blattstiel gleich der des vorigen, mit den Blättchen verbundenen, im primären Blattstiel bedeutend größer. Ich hatte den Eindruck, als sei dieses System meist nur in solchen Sekundärgelenken funktionsfähig, die selbst nicht mehr regelmäßig reagieren. Ob es dabei im sekundären Blattstiel funktionsfähig ist, läßt sich natürlich nicht entscheiden.

Von besonderem Interesse ist hier die von Snow[1] beschriebene »High-speed Conduction« im Stamm. Snow fand oft, daß ein Schnitt in den Stamm, der die tieferen Schichten des Phloëms oder das Kambium erreichte, nach kaum merklicher Zeit die Reaktion des Hauptgelenkes des nächst höheren Blattes zur Folge hatte, wobei charakteristischerweise die Fiederblättchen dieses Blattes nicht reagierten. Erst ein Einschnitt in das Holz bewirkte nach längerer Reaktionszeit durch »normale« Leitung[2] das Zusammenlegen der Fiederblättchen dieses Blattes und die Reaktion weiterer Blätter. Von der »High-speed Conduction« schreibt Snow, l. c., p. 352: »Dieser augenblickliche Blattfall wurde selten oder nie beobachtet, wenn ein Internodium durch Brennen gereizt wurde, obzwar in anderer Hinsicht das Brennen ein viel stärkerer Reiz als das Schneiden ist.« Ich halte es demnach für sehr wahrscheinlich, daß das oben beschriebene rasch leitende System, das nur mit dem Hauptgelenk in Verbindung steht und nur durch Anschneiden erregbar ist, sich noch durch das ganze, dem betreffenden Blatt zugehörige Internodium erstreckt. F. Meyen[3] erwähnt, daß sich auf Einschneiden in den Stamm ein $1^1/_4$ Fuß entferntes Blatt momentan senkt. Wenn für derartige Fälle nachgewiesen wäre, daß sich die Reaktion auf das Hauptgelenk beschränkt, so müßte man sich dieses System noch weiter ausgebreitet denken.

R. Snow, l. p. 351 bis 353.

Über Snow's »normale« Leitung im Stamm siehe oben p. 1.

[3] F. J. F. Meyen, Neues System der Pflanzenphysiologie. 3. Bd., Berlin 1839, p. 520.

Zusammenfassung.

1. Die Leitungsgeschwindigkeit im Blatte von *Mimosa pudica* ist von der Reizart und eventuell von der Reizstärke diskontinuierlich, stufenweise abhängig, die verschiedenen Stufen können verschiedenen leitenden Systemen zugeschrieben werden.

2. Die basipetale und die akropetale Leitungsgeschwindigkeit sind gleich.

3. Die Leitungsgeschwindigkeit ist im Blättchen geringer als im sekundären und hier wieder geringer als im primären Blattstiel.

4. Das System, dem die geringste Leitungsgeschwindigkeit zukommt, erstreckt sich durch das ganze Blatt, es hat eine Stelle mit erschwerter Passage und Erregungssummation zwischen Sekundärgelenk und basalem Blättchenpaar.

5. Die Systeme von mittlerer Leitungsgeschwindigkeit sind wahrscheinlich in den Kantenbündeln gelegen; es gibt zwei getrennte, eines verbindet das Hauptgelenk mit den Sekundärgelenken, ein anderes durchzieht alle sekundären Blattstiele.

6. Die Systeme von großer Leitungsgeschwindigkeit liegen in den Hauptbündeln. Vier durchziehen die sekundären Blattstiele und enden in den Sekundärgelenken. Ein von allen anderen Systemen und von den Sekundär- und Tertiärgelenken isoliertes System liegt im sekundären und im primären Blattstiel, führt zum Hauptgelenk und erstreckt sich wahrscheinlich mehr oder weniger weit in den Stamm.

7. Aus den mit den Blättchen verbundenen Systemen kann die Erregung auf das langsamste übertreten und im Sekundärgelenk auch vom raschen auf das mittlere System der sekundären Blattstiele.

Herrn Prof. Dr. Karl Linsbauer danke ich aufrichtigst für das warme Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat, für viele Anregungen und Ratschläge sowie für Material und Arbeitsplatz.
